Die Entwicklung von Triton alpestris bei verschiedenen Temperaturen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt

von

F.C.E. K n i g h t

aus Cambridge (England)

1.Berichterstatter: Dozent Dr.J.Holtfreter
2.Berichterstatter: Professor Dr.K.v.Frisch
Tag der mündlichen Prüfung: 22.April 1937.

U 38

Die Entwicklung von Triton alpestris bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel

Von

F. C. E. Knight

Mit 6 Textabbildungen (40 Einzelbildern)

Sonderabdruck aus
Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen

137. Band, 4. Heft
Abgeschlossen am 19. April 1938

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1938

Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen

steht offen jeder Art von exakten Forschungen über Ursachen und Bedingungen der organischen Gestalten.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Autors „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit etwa 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 160 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum Bogennettopreise berechnet werden. **Mit der Lieferung von Dissertationsexemplaren befaßt sich die Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht;** sie stellt jedoch den Doktoranden den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertationsexemplare durch die Druckerei.

Die Herren Autoren werden gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen, wie es irgend möglich ist und sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an:

Professor Dr. W. Vogt, München 2 SW, Anatomie, Pettenkoferstraße 11.
oder an:
Professor Dr. B. Romeis, München, Ferdinand-Miller-Platz 3.

Die Herausgeber:
H. Spemann. W. Vogt. B. Romeis.
Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 22/24.

---

137. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft.

Seite

KNIGHT, F. C. E., Die Entwicklung von *Triton alpestris* bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel. Mit 6 Textabbildungen (40 Einzelbildern) 461

BODENSTEIN, DIETRICH, Untersuchungen zum Metamorphoseproblem I. Kombinierte Schnürungs- und Transplantationsexperimente an *Drosophila*. Mit 9 Textabbildungen (26 Einzelbildern) 474

SCHINDLER, OTTO, Zur Regeneration der Schwanzflosse bei Salmonidenbrut. Mit 4 Textabbildungen 506

Fortsetzung des Inhaltsverzeichnisses auf der III. Umschlagseite.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

DIE ENTWICKLUNG VON TRITON ALPESTRIS BEI VERSCHIEDENEN TEMPERATUREN, MIT NORMENTAFEL.

Von

F. C. E. Knight, M. A., Cambridge (England).

Mit 6 Textabbildungen (40 Einzelbildern).

(Eingegangen am 23. September 1937.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 461
II. Material und Methode 462
III. Normentafeln für *Triton alpestris*, verglichen mit den Tafeln für *Triton taeniatus* (Glaesner) und *Amblystoma punctatum* (Harrison) 463
1. Tafeln . . . . . 464—466
2. Vergleichstabelle von Knight, Glaesner und Harrison 467
IV. Experimenteller Teil 468
1. Entwicklungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen . . . 468
2. Optimum und Wirkung der Temperaturextreme 470
3. Verhalten bei Temperaturwechsel 470
4. Einfluß der Temperatur auf die Flimmerbewegung 472
V. Zusammenfassung der Ergebnisse 472
VI. Literaturverzeichnis 473

I. Einleitung.

Im folgenden bringen wir eine Normentafel für die ersten Entwicklungsstadien von *Triton alpestris* und anschließend die Ergebnisse von Temperaturversuchen an demselben Objekt. Gerade *Triton alpestris* hat sich ja mehr und mehr als Versuchstier des Entwicklungsphysiologen eingebürgert (leichtes Halten in der Gefangenschaft, unermüdliches Eierlegen von Anfang März bis Mitte Juli, große Vitalität der Keime usw.). So sollen diese Tafeln und die für verschiedene Temperaturen bestimmten Entwicklungskurven vor allem dem praktischen Bedürfnis des Experimentators dienen, indem sie es ihm ermöglichen, durch entsprechende Temperaturrregelung zur gewünschten Zeit die betreffenden Keimstadien vorrätig zu haben.

Die ersten quantitativen Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Amphibien machten unter anderem Gaspard (1822), Philipeaux (1871), Baudrimont und St. Ange, Cuenot, Davenport und Rauber. Mit dem Einfluß der Temperatur auf einzelne Entwicklungsstadien beschäftigten sich Higginbottom (1815), O. Hertwig und O. Schultze (1894), Lillie und Knowlton (1917), Morgan (1901) und King (1902), sowie in neuester Zeit M. Atlas (1935).

Es ist schwierig, die Ergebnisse der aufgeführten Arbeiten vergleichend auszuwerten, ohne genaue Normierung der einzelnen Stadien.

Es gibt zwar eine Reihe von Normentafeln für verschiedene Amphibien, wie die von Goette (1875) für *Bombinator igneus*, von Ekmann (1922) für *Anura* und von Glaesner (1923) in der Serie der Normentafeln der Entwicklung der Wirbeltiere von Keibel für *Triton taeniatus*, doch sind sie jeweils nur für eine bestimmte Untersuchung aufgestellt, ohne Allgemeingültigkeit anstreben zu wollen.

Bei der Normentafel von Glaesner sind die einzelnen Merkmale nicht sehr leicht zu diagnostizieren und die Bilder für eine schnelle und sichere Feststellung des Stadiums nicht zulänglich; da aber für jedes Stadium der jeweilige histologische Zustand der verschiedenen Organe angegeben wird, so werden in der vorliegenden Arbeit die entsprechenden Stadiennummern von Glaesner in einer Tabelle mit den unseren identifiziert.

Die durch ihre enge Aufeinanderfolge der Stadien besonders exakte und brauchbare Normentafel von *Amblystoma punctatum* schuf Ross G. Harrison. Sie ist zwar noch nicht publiziert, steht aber doch den meisten Entwicklungsphysiologen zur Verfügung. Auf ihr aufbauend hat S. Glücksohn (1932) eine Stadieneinteilung der äußeren Entwicklung, beginnend bei Stadium 36 von Harrison, für *Triton taeniatus* und *Triton cristatus* aufgestellt.

Diesen genannten Tafeln ist gemeinsam, daß sie sich nur auf die Entwicklung unter normalen Umständen beziehen. Als einziger sucht Brandt (1934) die Stadieneinteilung von Ekmann auf den durch Temperaturveränderungen beeinflußten Entwicklungsablauf anzuwenden.

In der vorliegenden Arbeit soll in weitergehendem Maße als bisher eine genaue Feststellung des Einflusses verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung mit einer exakten Normierung der Stadien kombiniert werden. Wir beschränken uns dabei auf die äußeren Entwicklungsstadien von *Triton alpestris* von der Befruchtung des Eies bis zum Stadium 41 (Harrison).

II. Material und Methode.

Versuchstiere waren ausschließlich *Triton alpestris* aus dem Thüringer Wald. Die Tiere wurden zu einem Teil im Freien in einem großen Becken, zum anderen Teil in Glasaquarien $50 \times 25 \times 30$ cm mit durchfließendem Wasser bei Zimmertemperatur gehalten. Durch die gleichmäßige und etwas erhöhte Temperatur laichten diese Tiere um ein Geringes früher.

Zur Ansetzung der Serien wurden die Keime auf dem 2-Zellstadium bis auf die Dotterhaut enthüllt und in Gruppen von 4—8 Stück in sterilen Schälchen mit Leitungswasser aufgezogen, während in einer anderen die enthüllten Keime auf gespannter Gaze großgezogen wurden.

Die verschiedene Unterlage hatte keinen Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Keime; ebensowenig Tageslicht oder Dunkelheit.

Serien wurden für folgende Temperaturen angesetzt: $7^1/_2{}^0$, 9^0, 10—11^0, 15—16^0, 20^0, 25^0, 27^0 C.

Für die Temperaturen bis 20^0 C wurden ein Eisschrank und ein Brückenthermostat (Firma Bender & Hobein) verwendet. Für Temperaturen über 20^0 C benützte ich entsprechend eingestellte Brutöfen mit automatischer Regulierung.

Die Beobachtung wurde so durchgeführt, daß in jeder einzelnen Serie festgestellt wurde, wann jeweils die in der beigegebenen Tafel festgelegten Stadien erreicht wurden. Die Zeitangabe für die Stadien bezieht sich auf den Beginn des betreffenden Stadiums. Dies ist vor allem bei den Serien mit niederen Temperaturen von großer Bedeutung, da hier die Keime mehrere Stunden oder Tage auf demselben Stadium verharren können. Daß der für die Tabelle entscheidende Übergang eines Stadiums in das nächste der Beobachtung nicht entging, wurde dadurch erreicht, daß die Beobachtungszeiten möglichst eng aneinander gerückt wurden. (Für hohe Temperaturen halbstündige, für niedere dreistündige Abstände.)

Die Abbildungen für die Normentafeln wurden nach lebenden, sich unter normaler Temperatur entwickelnden Keimen angefertigt, welche dafür von der Gallerthülle, zum Teil auch vom Dotterhäutchen befreit waren [1].

III. Normentafeln für *Triton alpestris*, verglichen mit den Tafeln für *Triton taeniatus* (Glaesner) und *Amblystoma punctatum* (Harrison).

Die bereits vorliegende Numerierung der Stadien von Harrison und Glaesner auf *Triton alpestris* zu übertragen erwies sich bei näherem Zusehen als nicht gut durchführbar, da manche Stadien, die für meinen Zweck wichtig erschienen, in den Tabellen der beiden Autoren fehlen, andererseits aber andere Entwicklungsstufen aufgeführt sind, denen eine hinreichende äußere Charakteristik fehlt, so daß sie uns entbehrlich schienen. So wurde eine eigene Einteilung der Entwicklung von *Triton alpestris* in 30 Stadien vorgenommen. Sie sind in den beigegebenen Tafeln abgebildet und werden in der folgenden Tabelle mit den Stadien von Harrison und Glaesner nach Möglichkeit identifiziert. Wie erwähnt, stößt diese Identifizierung auf gewisse Schwierigkeiten, die im folgenden kurz erläutert seien.

Das Haupthindernis für eine vollkommene Übereinstimmung der Stadien liegt in der Artverschiedenheit der Entwicklung. Diese macht sich hauptsächlich nach Schluß der Medullarwülste bemerkbar. Während bei *Triton alpestris* und *Amblystoma* die drei Kiemenbuckel zu etwa gleicher Zeit als einheitliches Gebilde angelegt werden, erscheinen sie bei *Triton taeniatus* von vornherein gesondert und nacheinander. Die Beinanlage wird bei *Triton alpestris* und *Amblystoma* auf einem Stadium sichtbar, das nach dem übrigen Aussehen des Embryos Glaesner 28 entspricht, auf welchem aber bei *Triton taeniatus* nicht einmal eine Beinknospe mesodermal angelegt ist. Umgekehrt verhält es sich mit dem Haftfaden; sein äußeres Sichtbarwerden fällt bei *Triton alpestris*, wie auch bei *Amblystoma punctatum* auf mein Stadium 25 = Glaesner 28. Er entsteht bei *Triton taeniatus* schon bei Glaesner 27. Auch die Entwicklung des Auges zeigt Unterschiede. Es ist bei *alpestris* auf dem, Glaesner 28 entsprechendem Stadium, bereits auf einer Entwicklungsstufe angelangt, die es bei *taeniatus* erst bei Glaesner 32 erreicht.

Das Verhalten der Kiemen ist insofern verschieden, als bei *Triton alpestris* die Sprossung der Seitenäste von der hinteren zur vorderen

[1] Die Zeichnungen verdanke ich Herrn Dr. R. Ehrlich, München.

Kieme fortschreitet, während bei *Amblystoma* und *taeniatus* alle drei Kiemen sich gleichzeitig verzweigen.

Eine weitere Schwierigkeit für eine Vergleichung der drei Normentafeln ergibt sich aus der schon erwähnten Verschiedenheit der Stadieneinteilung

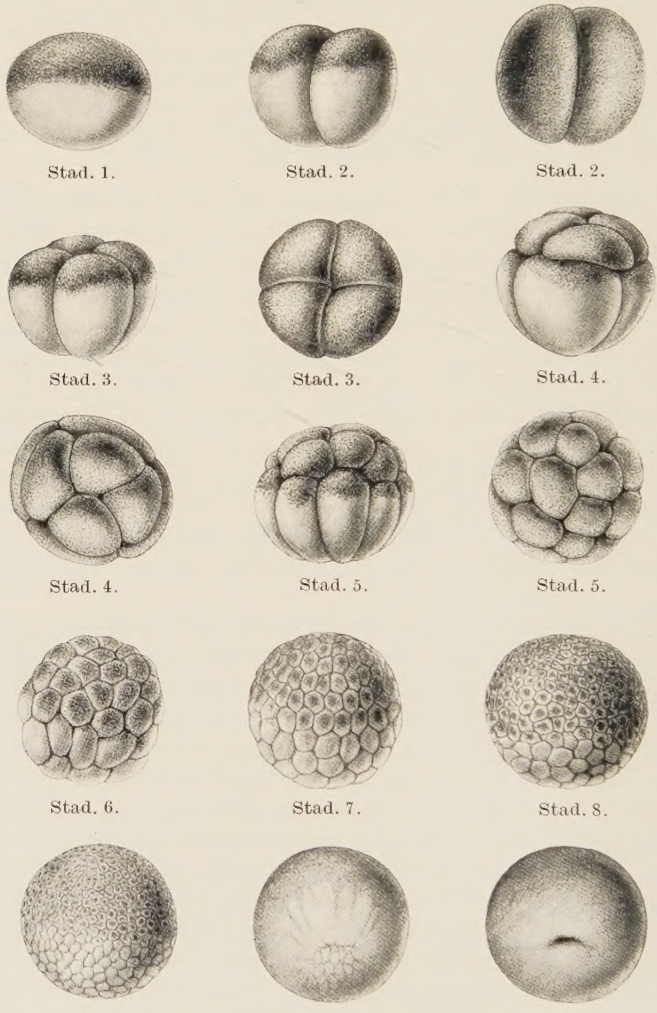


Abb. 1. *Triton alpestris*, Stadien 1—11.

und der Wertung der Merkmale. GLAESNER beginnt bei der Numerierung mit dem 2-Zellstadium und läßt das ungefurchte Ei unbezeichnet. Es fehlt bei ihm das 16-Zellstadium, für das er ein 20-Zellstadium erwähnt, das bei *Triton alpestris* wegen der weitergehenden Synchronität der Teilung

wegfällt. Unter Auslassung des 32- und 64-Zellstadium geht GLAESNER gleich zur Morula über. Seine Unterscheidung eines Stadiums des großen und des kleinen Dotterpfropfes wurde deswegen fallen gelassen, weil eine objektive Trennung dieser Stadien nicht möglich ist. Dagegen übergeht er

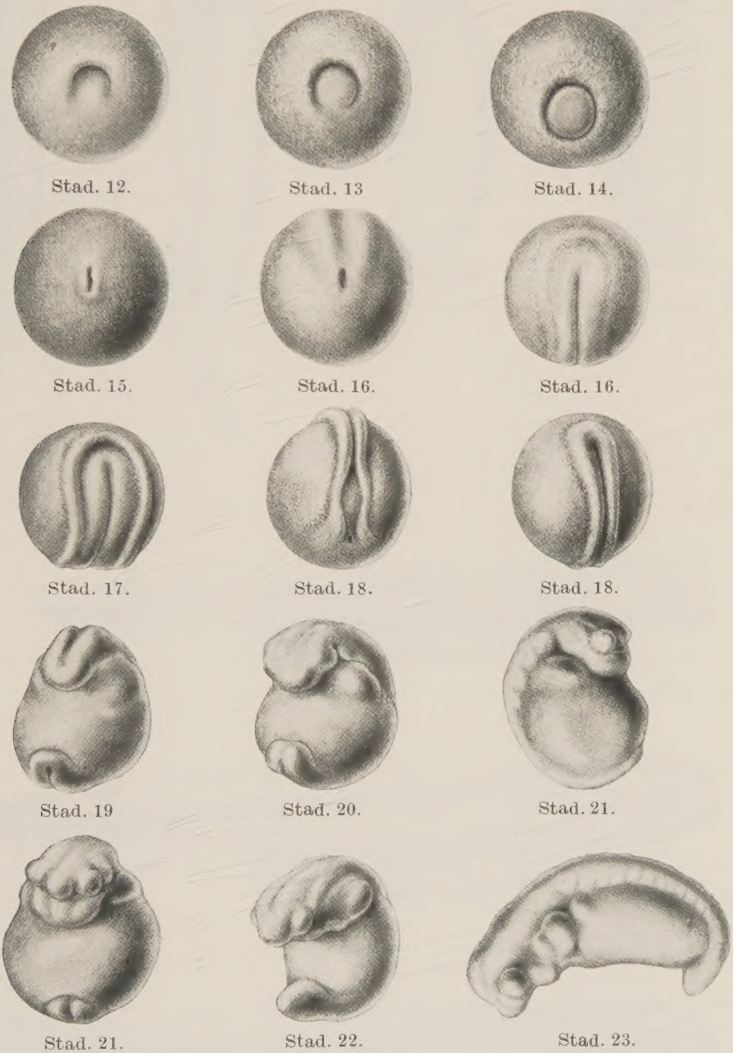
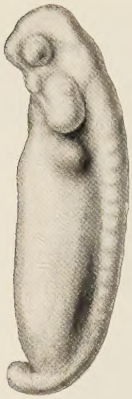


Abb. 2. *Triton alpestris*, Stadien 12—23.

das gut definierte Stadium, in dem ein senkrechter, schlitzförmiger Urmund besteht, bevor noch eine Medullarrinne angedeutet ist. Seine vielen Stadien vom Entstehen der Medullarwülste bis zu ihrem Schluß scheinen mir überflüssig und zu sehr dem subjektiven Ermessen anheimgestellt.



Stad. 24.

Stad. 25.

Stad. 26.

Stad. 27.

Stad. 28.

Stad. 29.

Stad. 30.

Abb. 3. *Triton alpestris*, Stadien 24—30.

Die Unterschiede gegenüber Harrisons Einteilung sind nicht so tiefgreifend. Statt der dortigen Numerierung mit + -Zeichen führte ich eine durchgehende Zählung der Stadien ein. Das gerade für den Experimentator wichtige Stadium des sichelförmigen Urmundes fehlt in Harrisons Tafel, wie auch das Stadium des senkrechten Schlitzurmundes ohne Medullarrinne. Da bei *Triton alpestris* zugleich mit der Medullarrinne auch die Abgrenzung der Medullarplatte meist schon durch Pigment angedeutet ist, wurden die Stadien H 13 und H 13 + zu einem Stadium zusammengezogen.

Zu bemerken ist noch, daß die Identifizierung der Stadien von Harrison und Glaesner ab H 36 und Gl. 32 sich dem Vorgehen von Glücksohn (1932) anschließt.

Vergleichstabelle.

Knight	Glaesner	Harrison	Äußere Merkmale
Stadien	Stadien	Stadien	
1	0	1	Ungefurchtes Ei
2	1	2	2-Zellstadium
3	2	3	4-Zellstadium
4	3	4	8-Zellstadium
5	4 = 20 Zellen	5	16-Zellstadium
6	fehlt	6	32-Zellstadium
7	fehlt	7	64-Zellstadium
8	5	8	Morula
9	6	8 +	Blastula
10	7	9	Andeutung des Urmundes
11	8	10	Urmund waagerechte Vertiefung
12	9	fehlt	Sichelförmiger Urmund
13	10	11	Urmund fast kreisförmig
14	11 u. 12	12	Dotterpropf
15	fehlt	fehlt	Urmund senkrechter Schlitz
16	13	13 u. 13 +	Medullarrinne, oft Medullarplatte angedeutet
17	14	15	Wülste erheben sich
18	17	18	Wülste noch nicht ganz geschlossen
19	18	19	Wülste geschlossen
20	20	21	Kopf und Schwanz abgesetzt
21	21	23	Augenblase vorgewölbt
22	23	24	Kiemenbuckel, Kopf deutlicher
23	24/25	26	Erste Bewegung, Kopf gestreckt
24	26	28	Embryo gestreckt; vordere Beinknospe sichtbar
25	28	34	3 Kiemenbuckel; Pigment tritt auf; Anlage der Haftfäden
26	32	36	3 Kiemenstummel, Beinknospe größer
27	33	37	Haftfäden und Kiemenäste länger
28	34	38	Hinterer Kiemenast verzweigt sich
29	36	39	Vorderer Kiemenast verzweigt sich
30	38	41	Vorderbeine zweizehig

NB. Ab Stadium 19 ist die genaue Identifizierung der Stadien von *Triton alpestris*, *Triton taeniatus* und *Amblystoma punctatum* nicht mehr möglich.

Ab Stadium 25 schließe ich mich zur Koordinierung der Stadien von Glaesner und Harrison der Arbeit von Glücksohn (1932) an.

IV. Experimenteller Teil.

1. Entwicklungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen.

Die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten des Temperatureinflusses auf die Embryonalentwicklung haben sich in meinen Versuchen vollauf bestätigt,

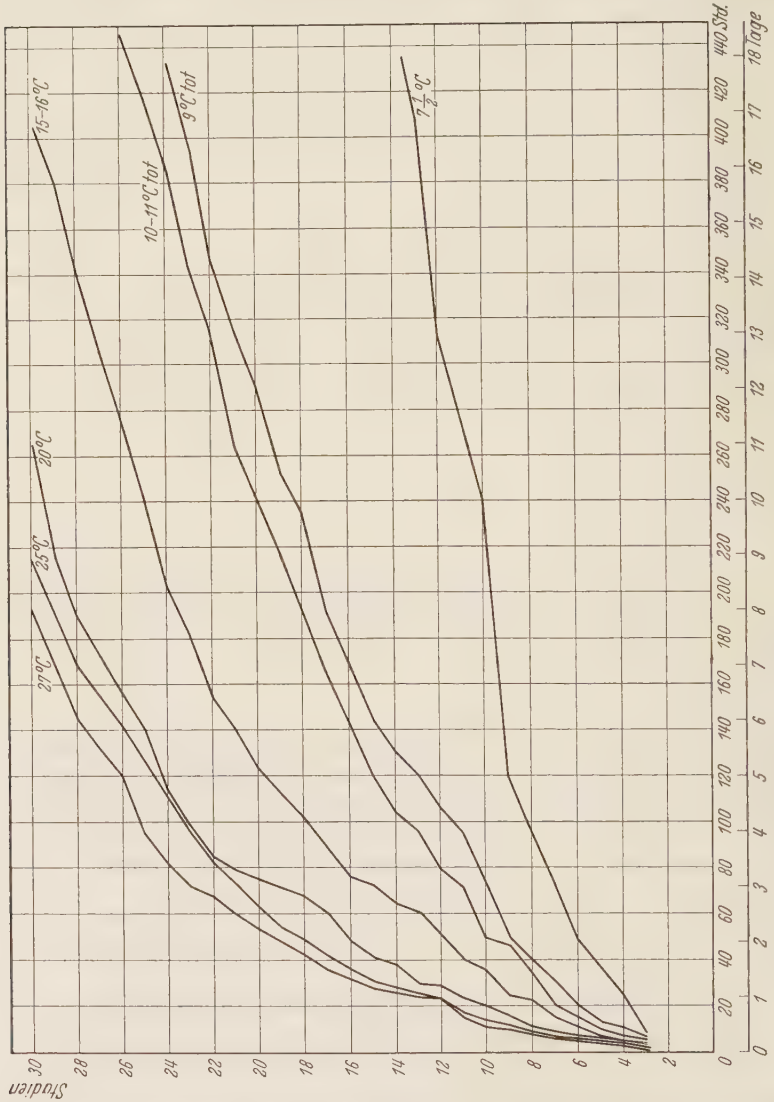


Abb. 4. Entwicklungsgeschwindigkeiten von *Triton alpestris* bei verschiedenen Temperaturen.

d. h. Temperaturerhöhung beschleunigt, Temperaturerniedrigung verzögert die Entwicklung. Dieser allgemeine Satz findet seine Grenzen in den für jede Tierart anders liegenden Temperaturenmaxima und -minima der Entwicklung. Bei *Triton alpestris* fand ich für die beiden

extremen Punkte: Maximum + 29°, Minimum + 6°. Für die dazwischen liegenden Temperaturstufen gelten die Entwicklungskurven von Abb. 4 und 5. Sie entsprechen im allgemeinen den Kurven von O. Hertwig

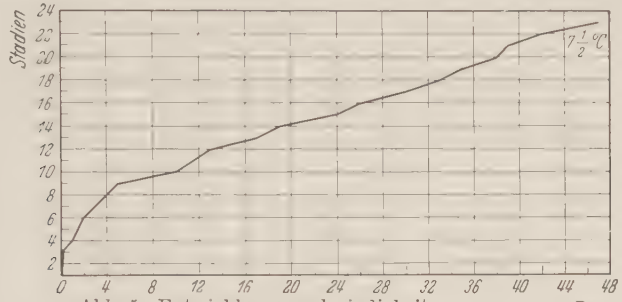


Abb. 5. Entwicklungsgeschwindigkeit von *Triton alpestris* bei 7½°.

und anderen Autoren. Die Kurven wurden gewonnen aus den Mittelwerten von 8—10 Serien mit durchschnittlich 4—8 Keimen pro Serie für jede Temperaturstufe. Ein Beispiel aus den Protokollen möge das Verfahren der Kurvenaufstellungen zeigen.

Temperatur 27° C. 10 Serien mit je 6 Keimen.

Stadien	Serie 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mittelwerte in Stunden
	wurden erreicht nach Stunden										
1											
2											
3	1	¾	1	½	1	1	¾	½	½	1	1
4	2	2	2	2½	2	2¼	1¾	2¾	3	2	2½
5	3	2¾	3¼	3½	3	3	2¾	3	3½	3	3
6	4½	—	—	5	5	5¼	—	4¾	5	4¾	5
7	—	6	6	—	—	6½	5¾	—	6¼	—	6
8	—	7¾	8	8	8¼	—	—	8	—	7¾	8
9	11	—	—	10	—	12	11	—	10½	—	11
10	12½	14	13½	—	13	—		13	—	12	13
11	15	—	17	—	16	18	17	—	16	—	17
12	—	20	23	22	—	24	24	—	23	—	23
13	23	21	—	—	24	—	25	24	—	25	24
14	26	—	—	25	—	26	—	—	26	27	26
15	27	28	29	—	—	—	27	28	—	30	28
16	—	31	32	31	—	33	—	—	33	—	32
17	35	—	—	—	35	—	—	36	36	37	36
18	45	—	—	45	—	44	43	—	43	45	44
19	—	46	48	—	47	—	—	48	—	49	48
20	54	—	51	—	52	—	50	—	55	55	53
21	—	58	60	61	—	60	—	63	—	61	60
22	—	—	67	69	68	—	69	—	67	—	68
23	73	72	—	—	—	72	—	—	—	74	72
24	—	81	82	83	—	81	—	85	81	—	82
25	95	94	—	—	93	92	—	96	—	—	95
26	123	121	—	117	—	—	110	—	—	125	120
27	—	—	129	—	130	128	—	137	135	140	135
28	145	143	—	143	—	—	138	—	—	150	144
29	—	172	169	—	180	160	—	—	165	—	169
30	190	—	—	—	200	189	—	186	—	201	192

2. Optimum und Wirkung der Temperaturextreme.

Es ist bemerkenswert, daß die schnellste, störungsloseste Entwicklung-Wärmeoptimum nach der Definition von O. Hertwig — nicht auf dem Temperaturniveau stattfindet, das den Bedingungen in der Natur entspricht. Während nämlich normalerweise die Keime von *Triton alpestris* sich bei einer Temperatur von 15—20° C entwickeln, fand ich ein Optimum bei 25° C. Bei den über dem Maximum liegenden Temperaturen sind folgende Besonderheiten zu beobachten: Während unterhalb des Maximums die individuellen Schwankungen kaum ins Gewicht fallen, machen sie sich hier stark bemerkbar. So geht z. B. bei einer Temperatur von 31° C gleich von Anfang an die Entwicklung der Keime sehr verschieden schnell vor sich. In einem Schälchen mit 10 Keimen findet man z. B. nach 10 Stunden nebeneinander die Stadien 4, 6, 7, 8. Im weiteren Verlauf des Versuches erliegen $^2/_3$ der Versuchstiere der hohen Temperatur, das übrige Drittel entwickelt sich bis zum Beginn der Gastrulation (Stadium 10) und geht dann ebenfalls zugrunde. Bei einer Temperatur von 33° ist die Schädigung so groß, daß die Keime nicht einmal das Gastrulastadium erreichen, sondern schon innerhalb 24 Stunden als unregelmäßig gefurchte Blastula absterben. Extrem hohe Temperaturen verursachen eine ganz charakteristische Lockerung des Zellverbandes, indem die Blastomeren nicht mehr abgeplattet nebeneinander liegen, sondern kugelig über das Relief hervorragen. Auch der Synchronismus der Teilungen ist aufgehoben, denn man kann jetzt im animalen Bereich sehr ungleich große Zellen nebeneinander finden.

Die untere Temperaturgrenze der Entwicklungsmöglichkeit liegt weit mehr vom Optimum entfernt als die obere. Während eine nur 5—7° C über dem Optimum liegende Temperatur die Keime schon schädigt, ist bei einer Temperatur von 15—17° C unter dem Optimum eine normale Entwicklung noch möglich. Die Entwicklung der bei unter 10° C gehaltenen Keime kann in verschiedener Hinsicht abnorm sein.

In den meisten Fällen wird das 8-Zellstadium nicht durch eine äquatoriale, sondern durch eine weitere meridionale Furche herbeigeführt und erst beim folgenden Teilungsschritt die Äquatorialfurche nachgeholt. Ferner sind die Keime trotz der verlangsamten Entwicklung ihrem äußeren Zustande nach als geschädigt anzusprechen; sie zeigen das typische Ausbleichen des Pigmentes, das gewöhnlich dem baldigen Absterben vorausgeht. Auch die Ausmodellierung der einzelnen Stadien bleibt meist schwach und weicht von der Norm ab. Außerdem bleiben die Tiere in ihrer Gesamtgröße kleiner als normal, eine Erscheinung, die sich in schwächerer Form bereits auf den Temperaturstufen knapp über dem Minimum zeigt.

3. Verhalten beim Temperaturwechsel.

Einige Serien dienten dazu, zu prüfen, ob bei Temperaturwechsel sofort die Entwicklungsgeschwindigkeit der neuen Temperaturstufe

angenommen wird oder ob die vorhergehende Temperatur noch weiterhin einen Einfluß ausübt.

a) Übergang von tiefer zu Zimmertemperatur.

Frisch gelegte Eier wurden bei 10° C 4 Tage lang aufgezogen, bei einer Temperatur also, die die Keime nicht schädigt, sondern nur ihre Entwicklung stark verlangsamt. Hierauf wurden sie in Zimmertemperatur (etwa 20°) überführt. Zum nämlichen Zeitpunkt wurden zur Kontrolle Keime vom gleichen Stadium, die aber von Anfang an bei Zimmertemperatur gehalten waren, in den Versuch eingeführt. Es zeigte sich, daß sich von jetzt ab die Versuchs- wie die Kontrollkeime gleich schnell weiterentwickelten. Eine entwicklungshemmende Nachwirkung der vorherigen tiefen Temperatur ist also nicht nachweisbar, jedoch macht sich

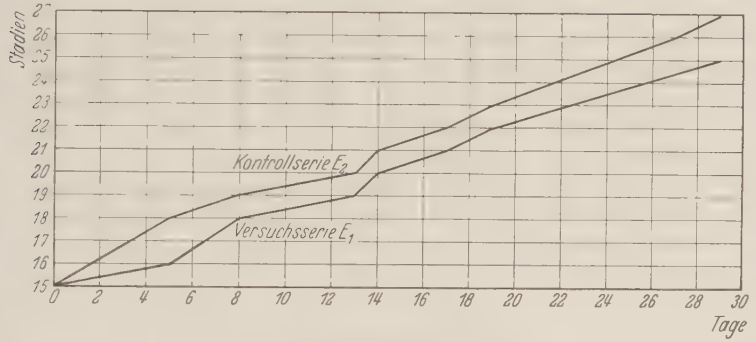


Abb. 6. Erklärung siehe Text.

die vorherige Kältebehandlung insofern bemerkbar, als das Kleinerbleiben der Tiere auch im wärmeren Milieu nicht ausgeglichen wird.

b) Übergang von höherer zu Zimmertemperatur.

Als Gegenprobe zu Experiment a) wurden Keime bei 27° C vom Ei bis Stadium 19 aufgezogen und dann bei Zimmertemperatur mit einer gleich weit entwickelten Kontrollserie weitergehalten. Die Entwicklungsgeschwindigkeit war die gleiche wie bei der Kontrolle. Die vorher angewandte höhere Temperatur übt also keine beschleunigende Nachwirkung aus.

c) Übergang von Zimmer- zu höherer Temperatur.

Diese und die folgende Serie haben als Ausgangspunkt die Zimmertemperatur mit nachfolgendem Wechsel zu hoher bzw. niederer Temperatur. Die von Zimmertemperatur in 27° C übergeführten Keime zeigen die gleiche Entwicklungsgeschwindigkeit wie die Kontrolltiere, die dauernd in der Wärme gehalten wurden.

d) Übergang von Zimmer- zu tiefer Temperatur.

Frisch gelegte Eier wurden bei Zimmertemperatur bis zum Stadium 15 aufgezogen und dann einer Temperatur von $7^1/_2{}^0$ C ausgesetzt, zu einem

Zeitpunkt, bei welchem eine zweite Serie, die sich bereits 3 Wochen in diesem Schrank befand, dasselbe Stadium erreicht hatte. Die Versuche wurden in drei Serien zu je 6 Versuchs- und 6 Kontrollkeimen durchgeführt.

Wie die beigegebene Abb. 6 zeigt, verläuft die weitere Entwicklung in der ersten Serie noch langsamer als die der zweiten Serie. Ich nehme an, daß die bei Zimmertemperatur gehaltenen Keime gegen tiefere Temperatur empfindlicher sind als die von Anfang an der Kälte ausgesetzten Tiere.

Kälte bzw. Wärme beeinflussen die Entwicklungsgeschwindigkeit also nur so lange, wie die Keime ihnen direkt ausgesetzt sind.

4. Einfluß der Temperatur auf die Flimmerbewegung.

Die von Assheton (1896) zuerst näher beschriebene epidermale Flimmerbewegung war bereits Gegenstand entwicklungsmechanischer Untersuchungen unter anderen von Woerdeman (1925) und Twitty (1928). Woerdeman stellte den Zeitpunkt der Determination der Polarität der Zilienbewegung fest und Twitty untersuchte die Beeinflussung dieser Determination durch den Temperaturfaktor. Dabei beobachtete er ein früheres Eintreten der Determination bei niederer Temperatur, wie auch einen früheren Beginn der Zilienbewegung, die er hier schon vor Schluß der Medullarwülste feststellte. Den ersteren Befund habe ich nicht bei meinen Versuchsobjekten nachgeprüft, wohl aber den zweiten, konnte jedoch Twittys Beobachtungen nicht bestätigen; vielmehr begann die Flimmerung stets im Stadium 20 (kurz nach Schluß der Medullarwülste), gleichgültig wie lange, je nach Temperaturbehandlung, der Keim bis zur Erreichung dieses Stadiums gebraucht hatte. Es bestand hier also keine Inkongruenz zwischen äußerem Entwicklungsstadium und Zelldifferenzierung.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es wurden an *Triton alpestris* Versuche über den Einfluß verschiedener Temperaturstufen (zwischen 7 und 33° C) auf die Entwicklung vorgenommen. Dazu wurde der Entwicklungsverlauf dieser Amphibienart in einer Normentafel festgelegt, deren Stadieneinteilung sich möglichst an diejenige von Harrison und Glaesner anlehnt. Die Ergebnisse der Versuche waren folgende:

Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist direkt proportional der Temperatur innerhalb des Bereiches von +7 bis 29° C. Das Entwicklungsoptimum lag bei 25°, also wesentlich höher als die gewöhnlich in Freilandgewässern herrschende Temperatur.

Hitzeschädigung äußert sich in Lockerung der Blastomeren, Störung des Teilungssynchronismus und Entwicklungsstillstand auf frühen Stadien. Kälteschädigung äußert sich in Reduktion der Keimgröße, fortschreitender Depigmentierung, Furchungs- und Formabnormalitäten.

Bei Überführung der Keime von einer Temperaturstufe in die andere ist eine Nachwirkung der vorhergegangenen Temperatur in bezug auf die Entwicklungsgeschwindigkeit nicht nachweisbar; jedoch zeigen Keime, die nach längerem Halten bei Normaltemperatur in Kälte übergeführt werden, eine stärkere Entwicklungshemmung als Keime, die von frühesten Stadien an der Kälte ausgesetzt waren.

Der Beginn der epidermalen Flimmerung tritt stets auf dem Stadium kurz nach Schluß der Medullarwülste ein, gleichgültig, wieviel Zeit die Keime, je nach Temperaturbehandlung, zur Erreichung dieses Stadiums benötigten.

Literaturverzeichnis.

Assheton, R.: Notes on the ciliation of the ectoderm of the amphibian embryo. Quart. J. microsc. Sci., N. s. **38** (1896). — **Atlas, M.:** The effect of Temperature on the Development of *Rana pipiens*. Physiologic. Zool. **8**, Nr 3 (1935). — **Baudrimont, Q.** et **M. St. Ange:** Ann. Chim. et Physic. **21** (1847). — **Cuenot, L.:** L'influence du Milieu sur les animaux. Encyclop. Sci. Aide-Mém. Paris **1894**. — **Davenport, C. B.:** Experimental Morphology, Tom. 2. New York 1899. — **Ekmann, Gunnar:** Societas scientiarum Fennica Commentationis Biologicae, 1922. — **Gaspard, B.:** J. Physic. expér. et path. (Majendies) **1822**. — **Glaesner, L.:** Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches, *Molge vulgaris*. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, H. 14. Jena: Gustav Fischer 1925. — **Glücksohn, S.:** Äußere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von *Triton taeniatus* Leyd. und *Triton cristatus* Laur. Arch. Entw.mechan. **125** (1932). — **Goette, A.:** Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. — **Harrison, Ross G.:** The development of the balancer in *Amblystoma*. J. of exper. Zool. **41** (1925). — Normentafel und Stadieneinteilung von *Amblystoma punctatum*. (Unveröffentlicht.) — **Hertwig, Oscar:** Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **17** (1894). — Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta*. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **2** (1898). — **Higginbottom, J.:** Philos. trans. roy. Soc. Lond. **138** (1850). — **Janisch, Ernst:** Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. Pflügers Arch. **209** (1925). — Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Anhang zur Theorie der organischen Entwicklung, Bd. 2. 1927. — **King, H. D.:** Biol. Bull. **5** (1903). — **Lillie, F. R.** and **F. P. Knowlton:** On the effect of temperature on the development of animals. Zool. Bull. **1** (1897). — **Morgan, T. H.:** The relation between normal and abnormal development of the Frog. Arch. Entw.mechan. **15** (1931). — **Philipeaux, J. M.:** Arch. Physiol. norm. et path. Paris **4** (1871). — **Rauber, A.:** Sitzgsber. naturforsch. Ges. Leipzig **1884**. — **Schultze, Oskar:** Über die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. Anat. Anz. **1899**. — II. Mitteilung. Anat. Anz. **1899**. — **Twitty, Victor:** Experimental studies on the ciliary action of amphibian embryos. J. of exper. Zool. **50** (1928). — **Woerdeman, M. W.:** Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Wimperbewegung des Ectoderms von Amphibienlarven. Arch. Entw.mechan. **106** (1925).

Seite
Töndury, Gian, Weitere Beiträge zur Frage der Kopfentwicklung bei Urodelen. II. Mitteilung: Erzeugung von Mikrokephalie durch Einwirkung von Lithiumchlorid auf die Gastrula von *Triton alpestris*. Mit 16 Textabbildungen 510
Wunder, Wilhelm, Versuche über die Ausheilung von Verletzungen beim Karpfen (Cyprinus carpio L.). Mit 18 Textabbildungen (34 Einzelbildern) 540
Bauer, Karl, Untersuchungen an explantierten ganzen Organen. Mit 3 Textabbildungen 560
Krefft, Gerhard, Fütterungsversuche an Tritonen. V. (Zur Frage der Vitamine) 566
Kurze Mitteilungen:
Lehmann, F. E., Gelten die Befunde von T. Detlaff am Gastrulaektoderm der Anuren auch für das Gastrulaektoderm der Urodelen? 591
Wolsky, Alexander, Die Regeneration der ersten Abdominalbeine bei weiblichem Potamobius leptodactylus Eschh. Mit 1 Textabbildung 594

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Fortsetzung der Aufnahmebedingungen auf der IV. Umschlagseite.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Soeben erschien:

Die Mißbildungen und Anomalien der Nase und des Nasenrachenraumes

Von

Dr. **Walther Stupka**

Privatdozent für Oto-Rhino-Laryngologie an der Universität in Innsbruck und Primarius der Oto-rhino-laryngologischen Abteilung des Allgemeinen Krankenhauses in Wiener-Neustadt

Mit 153 Abbildungen im Text. VIII, 319 Seiten. 1938. RM 36.—; gebunden RM 38.70

Inhaltsübersicht:

Einleitung. — **I. Entstehung der Mißbildungen im allgemeinen.** Neuere Ergebnisse der Vererbungs- und Mißbildungsforschung. Differentialdiagnose zwischen Heredopathien und nicht-keimbedingten Mißbildungen. Der Entstehungszeitpunkt der Mißbildungen. Grundlegende Ergebnisse der experimentellen Teratologie. — **II. Experimente am Nasalorgan.** Störungen der Nasenentwicklung. Versuche zwecks Exstirpation, Transplantation, Regeneration und Superregeneration der Nase. Zusammenfassung der erperimentellen Ergebnisse. — **III. Die Mißbildungen und Anomalien der Nase.** Arhine und hyporhine Fehlbildungen. Nasenverdoppelung. Hirnbrüche und neurogene Tumoren im Bereiche der Nase. Mit den Gesichtsspalten zusammenhängende nasale Fehlbildungen. Anomalien des nasalen Stützgerüstes. Die Nasenverschlüsse (Atresien und Synechien). Varianten, Anomalien und Mißbildungen der lateralen Nasenwand. Varianten, Anomalien und Fehlbildungen im Bereiche der medialen Nasenwand. Varianten und Anomalien des Nasenbodens und der Apertura piriformis. Diverse Konstitutionsanomalien. Schädelanomalien und Nasenausbildung. Ätiologie der Varianten, Anomalien und Fehlbildungen der Nase. — **IV. Die Mißbildungen und Anomalien des Nasenrachenraumes** (NRR.). Anatomische Vorbemerkungen. Varianten und Anomalien der knöchernen Epipharynxwände. Varianten, Anomalien und Fehlbildungen in den Weichteilen des Nasenrachendaches (Tonsilla pharyngea und Bursa pharyngea). Varianten, Anomalien und Fehlbildungen im Bereiche der Weichteile der lateralen Epipharynxwand. Epignathi bzw. Teratome des Epipharynx, teroide Tumoren („behaarte Rachenpolypen" und Mischgeschwülste) Diverse Tumoren des Epipharynx, welche auf anomalem Verhalten einzelner Gewebsbestandteile beruhen. Anomalien und Mißbildungen des Nasenrachenraumes im Zusammenhang mit der Bildung des Hypophysenvorderlappens. Die Cephalocele sphenopharyngea. Gefäßanomalien. Ätiologie der Varianten, Anomalien und Fehlbildungen des Nasenrachenraumes. — Literaturverzeichnis. Sachverzeichnis.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN WIEN

Verlag von Julius Springer in Berlin. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.
Printed in Germany.

Lebenslauf

Als Sohn des Fabrikanten F.H. Knight am 5.Februar 1909 zu Grayshott (England) geboren, genoss ich ab 1915 bis 1921 Privatunterricht eines Hauslehrers, 1921 trat ich in die Ecole Nouvelle in Chailly sur Lausanne (Schweiz) ein, siedelte 1923 von dort auf die Public School Sherborne (England) über, wo ich im Dezember 1925 das Reifezeugnis (Oxford und Cambridge School Certificate) erwarb. Ab 1927 besuchte ich die Universität Cambridge, wo ich mich dem Sudium der Biologie und Chemie widmete und im Jahre 1930 das Examen zum Bachelor of Arts ablegte, dem 1934 die Ernennung zum Master of Arts folgte. Ab Januar 1934 war ich an der Universität München als Schüler von Herrn Dozent Dr. J. H o l t - f r e t e r Doktorant am Zoologischen Institut und besuchte gleichzeitig Vorlesungen und Praktika für Psychologie.